

1-脱氧野尻霉素对美国白蛾生长发育和解毒酶活性的影响

莫夏娜 潘忠玉 陈 敏*

(北京林业大学林学院, 林木有害生物防治北京市重点实验室, 北京 100083)

摘要: 为揭示美国白蛾 *Hyphantria cunea* 对含 1-脱氧野尻霉素 (1-deoxynojirimycin, DNJ) 寄主植物的适应机制, 用含不同浓度 DNJ 的人工饲料饲喂美国白蛾幼虫, 测定饲喂后美国白蛾幼虫的死亡率、生长发育指标、营养效应指标和体内解毒酶活性。结果表明, 浓度 0.125%~2.000% DNJ 处理 6 d 后, 美国白蛾 5 龄幼虫死亡率显著高于对照, 最高达 52.50%。DNJ 对美国白蛾的亚致死浓度 LC_{25} 和半致死浓度 LC_{50} 分别为 0.41% 和 1.80%。0.5% DNJ 处理后美国白蛾幼虫总发育历期延长 20.75%, 幼虫总存活率、化蛹率、雄雌比和单雌产卵量均显著低于对照。浓度 0.125%~2.000% DNJ 处理后美国白蛾幼虫相对取食量较对照显著升高, 而食物转化率、食物利用率和相对生长率却低于对照, 且随着 DNJ 浓度升高均逐渐降低。DNJ 能诱导美国白蛾 5 龄幼虫中肠内细胞色素 P450 酶、谷胱甘肽 S-转移酶、ATP 结合盒转运蛋白 3 种解毒酶的活性, 但每种酶的诱导模式不同。表明美国白蛾幼虫可能通过调节食物利用策略和激活解毒代谢等途径对一定浓度的 DNJ 产生生理适应。

关键词: 美国白蛾; 1-脱氧野尻霉素; 生长发育指标; 营养效应指标; 解毒酶活性

Effects of 1-deoxynojirimycin on the growth and development and detoxification enzyme activities in fall webworm *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae)

Mo Xiana Pan Zhongyu Chen Min*

(Beijing Key Laboratory for Forest Pest Control, College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: In order to reveal the adaptation mechanism of fall webworm *Hyphantria cunea* to host plants containing 1-deoxynojirimycin (DNJ), the larvae of *H. cunea* were fed with artificial diets containing different concentrations of DNJ to determine the mortality, growth and development indices, nutritional efficiency indices and detoxification enzyme activities of *H. cunea* larvae in this study. The results showed that the mortality rate of the 5th instar larvae of *H. cunea* treated with DNJ was significantly higher than that of the control and the highest reaching 52.50% (2.0%) after six days. The sublethal concentration (LC_{25}) and median lethal concentration (LC_{50}) were 0.41% and 1.80% after treatment for six days, respectively. The whole developmental duration of *H. cunea* larvae was prolonged by 20.75%, and the total survival rate, pupation rate, sex ratio and single female oviposition were significantly decreased with 0.5% DNJ treatment. The relative consumption rate of the *H. cunea* larvae treated with DNJ was significantly increased, while the conversation efficiency of digested food, conversation efficiency of ingested food and relative growth rate were lower than those of the control group, and all of them gradually decreased with increasing concentrations of DNJ. The activities of cytochrome P450

enzymes, glutathione *S*-transferases and ATP-binding cassette transporters in the midgut of the 5th instar larvae of *H. cunea* were induced by DNJ, although the induction patterns of each enzyme were different. These results indicated that *H. cunea* larvae might have developed a physiological adaptation to the toxicity of some concentrations of DNJ by regulating food utilization strategies and activating detoxification metabolism.

Key words: *Hyphantria cunea*; 1-deoxynojirimycin; growth and development indices; nutritional efficiency indices; detoxification enzyme activity

美国白蛾 *Hyphantria cunea* 是我国农林最重要的外来入侵害虫之一,目前已扩散至我国 14 个省(区、市)的 611 个县区,给我国农林生产、园林绿化造成严重的影响。美国白蛾属于典型的多食性昆虫(孙守慧等,2015),其寄主范围广泛,世界范围内已知的寄主植物有 630 多种(Edosa et al., 2019),且其寄主范围还在不断扩张,在我国主要为害林木、果树、花卉、蔬菜、农作物和杂草等 300 多种植物(冯洁等,2003;张星耀等,2004;杨忠岐和张永安,2007)。昆虫寄主范围与其对植物次生物质的代谢能力密切相关(Vadassery et al. 2012;陈澄宇等,2015),因此,探明美国白蛾对各种植物次生代谢物的解毒适应能力,有助于揭示其对不同植物的适应机制和寄主扩张的内在机理。

1-脱氧野尻霉素(1-deoxynojirimycin, DNJ)是一种嘧啶类多羟基生物碱类植物次生代谢物质,在微生物和植物中广泛存在,对 α -葡萄糖苷酶有明显的抑制作用(童廷婷等,2018)。因其对血糖、胆固醇和甘油三酯有良好的调节作用而备受关注(Kimura et al., 2007)。同时 DNJ 可对许多植食性昆虫的生长发育和行为活动产生不利影响。如 DNJ 可影响甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*、小菜蛾 *Plutella xylostella* 和舞毒蛾 *Lymantria dispar* 的生长发育和繁殖,并刺激昆虫产生保护机制(王炎,2012;王亚军等,2018);DNJ 通过抑制蔗糖酶和海藻糖酶活性来影响蓖麻蚕 *Samia cynthia ricini* 和家蚕 *Bombyx mori* 对糖的吸收和代谢,从而影响其生长发育(Konno et al., 2006;Hirayama et al., 2007;陈红霞等,2016)。桑树是 DNJ 含量最丰富的植物(Hu et al., 2013),也是美国白蛾最喜食的寄主植物之一(季荣等,2003)。关于桑树等 DNJ 含量高的寄主植物对美国白蛾生长发育是否有不利影响以及美国白蛾如何在生理生化水平对其产生适应的研究未见报道。

植食性昆虫的谷胱甘肽 *S*-转移酶(glutathione *S*-transferase, GST)、羧酸酯酶(carboxylesterase, CarE)和昆虫细胞色素 P450 酶(cytochrome P450,

CYP450)等解毒酶系统在代谢植物的有毒次生物质方面具有重要作用(刘长莉等,2013;李路莎等,2018),如王振越(2020)研究发现咖啡酸、水杨苷、芦丁、槲皮素、邻苯二酚、黄酮 6 种次生代谢物及 3 组联合处理显著影响舞毒蛾的生长发育,同时舞毒蛾可以通过提高体内 CYP450、GST 等解毒酶活性来适应次生代谢物质;美国白蛾体内解毒酶的活性对单宁酸具有强烈的时间和浓度效应(Yuan et al., 2020),其可通过调节解毒酶活性解毒代谢外源有毒物质,从而提高自身的生存适应能力。此外,通过测定植物次生代谢物质对昆虫营养效应指标的影响可以直接反映昆虫对食物的利用情况(Scriber & Slansky, 1981),从而反映昆虫对寄主植物次生代谢物的适应策略。

本研究拟通过在美国白蛾人工饲料中添加 DNJ 的方法分析 DNJ 对美国白蛾的生长发育指标、营养效应指标及解毒酶活性的影响,探究美国白蛾对 DNJ 的解毒代谢能力和生理响应模式,以期揭示美国白蛾对含 DNJ 寄主植物的适应机制奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试昆虫:美国白蛾试虫自北京林业大学校园内采集,采集后于温度(25 $\pm$ 1) $^{\circ}$ C、相对湿度 73%、光周期 16 L:8 D 的人工气候箱中用人工饲料饲养,人工饲料配制方法参照曹利军等(2014)方法,取 3 龄幼虫用于生长发育指标测定,其余试验均取 5 龄幼虫供试。

试剂及仪器:纯度>98%的 1-脱氧野尻霉素(1-deoxynojirimycin, DNJ),成都瑞芬思生物科技有限公司;纯度 $\geq$ 99.5%的二甲基亚砜(dimethyl sulfoxide, DMSO),国药集团化学试剂有限公司;PBS 缓冲液,北京百瑞极生物科技有限公司;CYP450 测定试剂盒,上海将来实业有限公司;GSTs 测定试剂盒,上海优选生物科技有限公司;ATP 结合盒转运蛋白

(ATP-binding cassette transporter, ABC)测定试剂盒、CarE测定试剂盒、尿苷二磷酸葡萄糖醛酸转移酶(uridine diphosphate glycosyltransferase, UGT)测定试剂盒,上海酶联生物科技有限公司;蛋白浓度测定试剂盒,北京拜尔迪生物技术有限公司;其他试剂均为国产分析纯。SpectraMax190多功能酶标仪,美国MD公司;RXZ-500B型人工气候箱,宁波江南仪器厂。

1.2 方法

1.2.1 含DNJ的人工饲料配制

基于已有文献中关于桑树中DNJ含量的报道(叶晶晶等,2009;李名洁等,2020;蔡翔等,2021),本研究DNJ设置5个质量浓度,即人工饲料中DNJ浓度分别为0.125%、0.25%、0.5%、1.0%和2.0%。取2.0 g DNJ用5 mL 10% DMSO溶解,添加至93 g新配制的未凝固的人工饲料中,混匀,即配制成100 g含2.0% DNJ的人工饲料。相同的方法按比例配制其余4个浓度的DNJ人工饲料。以含5 mL的10% DMSO的100 g人工饲料作为对照饲料。

1.2.2 DNJ对美国白蛾幼虫的毒力测定

挑选生长一致的美国白蛾5龄幼虫,饥饿12 h后用含不同浓度DNJ的人工饲料及对照饲料饲喂,于温度(25±1)℃、相对湿度73%、光周期16 L:8 D的人工气候箱中饲养,每个浓度设4个重复,每个重复10头幼虫。每天观察并记录幼虫死亡情况,用毛笔轻触虫体无反应,则幼虫视为死亡。计算死亡率和校正死亡率,校正死亡率=(处理组死亡率-对照组死亡率)/(1-对照组死亡率)×100%。根据各浓度的死亡数,用SPSS 21.0软件采用概率值分析方法获得毒力回归方程、亚致死浓度 LC_{25} 和半致死浓度 LC_{50} 。

1.2.3 DNJ对美国白蛾生长发育指标的影响

预试验发现美国白蛾1~2龄幼虫对DNJ较敏感,用含0.5% DNJ的人工饲料饲喂后迅速死亡,为了获取美国白蛾完整生活史的观测数据,本试验以0.5% DNJ作为试验浓度,选取3龄幼虫开始试验。取30头刚蜕皮的美国白蛾3龄幼虫饥饿处理12 h后,转到含0.5% DNJ的人工饲料中饲养,同时以对照饲料饲喂的幼虫作为对照组,于温度(25±1)℃、相对湿度73%、光周期16 L:8 D的人工气候箱中饲养,每个处理3个生物学重复。蜕皮后,将每个处理的幼虫转入到新的直径75 mm、高40 mm的带盖塑料养虫盒内单头饲养,每天观察幼虫的蜕皮、化蛹、死亡等情况并记录。各幼虫2次相邻蜕皮之间的天数为各虫龄的发育历期。羽化后,将雌雄成虫各1头

移入纸箱内进行交配、产卵,每个处理设置3个生物学重复,每个重复5对雌雄成虫,雌成虫产卵结束后统计其产卵数量。

1.2.4 DNJ对美国白蛾幼虫营养效应指标的影响

挑选生长状况一致、饥饿12 h的美国白蛾5龄幼虫,按照潘忠玉等(2020)方法测定各营养效应指标。取1盒人工饲料和饥饿12 h的5龄幼虫10头,记为空白对照组,分别称取其鲜重,然后80℃下烘干至恒重,分别记为取食前饲料干重和取食前幼虫干重,试验重复3次。相同环境下,称量180头试虫体重和饲喂前人工饲料重量,然后置于含不同浓度DNJ的人工饲料以及对照饲料中,置于温度(25±1)℃、相对湿度73%、光周期16 L:8 D的人工气候箱中饲养。每个处理3个生物学重复,每个重复10头幼虫。取食48 h后取出剩余饲料,待幼虫饥饿12 h后排出粪便。将幼虫、粪便和剩余饲料放入80℃烘箱中烘干至恒重,分别称量其干重作为饲喂后幼虫干重、粪便干重和饲料干重。根据饲料含水率和幼虫含水率推算投喂前饲料以及幼虫干重。计算相对取食量、近似消化率、食物利用率、食物转化率和相对生长率(Waldbauer, 1968)。相对取食量=幼虫取食量/(试验期间幼虫的平均体重×试验天数),幼虫取食量=饲喂前饲料干重-饲喂后饲料干重;饲喂前饲料干重=饲喂前饲料鲜重-饲料含水率×饲喂前饲料鲜重,饲料含水率=(空白组饲料鲜重-空白组饲料干重)/空白组饲料鲜重;试验期间幼虫的平均体重=(饲喂前幼虫干重+饲喂后幼虫干重)/2,饲喂前幼虫干重=饲喂前幼虫鲜重-幼虫含水率×饲喂前幼虫鲜重,幼虫含水率=(空白组幼虫鲜重-空白组幼虫干重)/空白组幼虫鲜重;试验天数为2 d;近似消化率=(幼虫取食量-粪便干重)/幼虫取食量×100%,食物利用率=饲喂前后幼虫体重增加量/幼虫取食量×100%,饲喂前后幼虫体重增加量=饲喂后幼虫干重-饲喂前幼虫干重;食物转化率=饲喂前后幼虫体重增加量/(幼虫取食量-粪便干重)×100%;幼虫相对生长率=饲喂前后幼虫体重增加量/(试验期间幼虫的平均体重×试验天数)。

1.2.5 DNJ对美国白蛾幼虫解毒酶活性的影响

挑选生长状况一致的美国白蛾5龄幼虫,饥饿12 h后用含不同浓度DNJ的人工饲料以及对照饲料饲喂,置于温度(25±1)℃、相对湿度73%、光周期16 L:8 D的人工气候箱中饲养。每个处理设置3个生物学重复,每个重复10头试虫。饲养36 h后,每个处理取5头试虫进行解剖,取出中肠,用预冷磷酸缓冲

液(pH 7.0)冲洗,中肠与 PBS 缓冲液按照 1:9(质量体积比)进行冰浴匀浆,于 4℃、8 000 r/min 条件下离心 10 min,取上清液即为酶原液,于 4℃保存。分别取 10、15、10、5 及 10 μL 酶原液按照 CYP450、GST、ABC 转运蛋白、CarE 和 UGT 的测定试剂盒说明书测定 CYP450、GST、ABC 转运蛋白、CarE 和 UGT 五种解毒酶活性;取 20 μL 酶原液按照蛋白浓度测定试剂盒测定酶原液的蛋白浓度,用于酶活性单位计算。

1.3 数据分析

采用 SPSS 21.0 软件对试验数据进行统计分析,应用 Student's *t* 检验法对生长发育指标进行差异显著性检验,其他指标均采用 Tukey 法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 DNJ 对美国白蛾幼虫死亡率的影响

取食含不同浓度 DNJ 的人工饲料 4 d 后,美国白蛾 5 龄幼虫开始死亡,且死亡率随着 DNJ 浓度增加和处理时间延长而逐渐升高(图 1);取食含不同浓度 DNJ 的人工饲料 6 d 后,美国白蛾 5 龄幼虫死亡率为 10.00%~52.50%,均显著高于对照($P<0.05$);经计算 DNJ 对美国白蛾 5 龄幼虫的毒力回归方程为 $y=-0.437+1.706x$,由毒力回归方程计算致死中浓度 LC_{50} 为 1.80%,亚致死浓度 LC_{25} 为 0.41%。

2.2 0.5% DNJ 对美国白蛾生长发育的影响

含 0.5% DNJ 的人工饲料饲喂后,美国白蛾 3 龄幼虫的 3~5 龄发育历期较对照显著延长($P<0.05$),

分别为 4.00、7.10 和 5.40 d,6 龄发育历期与对照差异不显著,为 3.70 d,7 龄发育历期较对照显著缩短($P<0.05$),为 3.50 d,幼虫总发育历期较对照显著延长 20.75%($P<0.05$),为 25.60 d(表 1)。含 0.5% DNJ 的人工饲料饲喂后,美国白蛾幼虫总存活率、化蛹率、雄雌比和单雌产卵量分别为 72.22%、92.31%、0.45 和 555.08 粒,均显著低于对照($P<0.05$,表 1),表明 DNJ 对美国白蛾的生长发育和繁殖均具有明显的抑制作用。

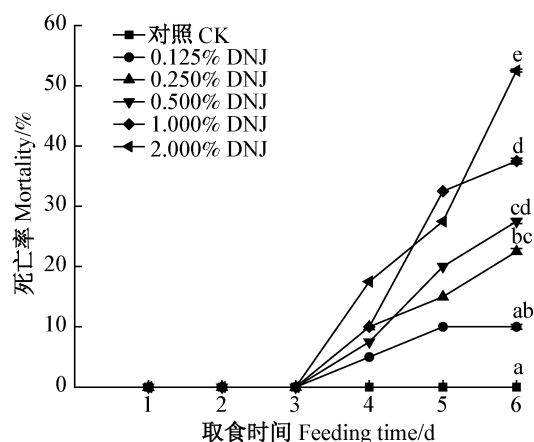


图 1 美国白蛾 5 龄幼虫不同浓度 DNJ 处理后的死亡率

Fig. 1 Mortality rate of the 5th instar larvae of *Hyphantria cunea* fed on artificial diets containing different concentrations of DNJ

图中数据为平均数或平均数±标准误。不同小写字母表示经 Tukey 法检验差异显著($P<0.05$)。Data in the figure are mean or mean±SE. Different lowercase letters indicate significant difference by Tukey's test ($P<0.05$).

表 1 0.5% DNJ 处理后美国白蛾 3 龄幼虫的生长发育指标

Table 1 Growth and development parameters of 3rd instar larvae of *Hyphantria cunea* treated with 0.5% DNJ

处理 Treatment	幼虫发育历期 Developmental duration of larval instar/d					幼虫总发育历期 Developmental duration of larval instar/d
	3 龄 3rd instar	4 龄 4th instar	5 龄 5th instar	6 龄 6th instar	7 龄 7th instar	
对照 CK	3.00±0.01 b	5.30±0.09 b	4.70±0.05 b	3.70±0.08 a	3.90±0.11 a	21.20±0.13 b
0.5% DNJ	4.00±0.00 a	7.10±0.11 a	5.40±0.08 a	3.70±0.07 a	3.50±0.06 b	25.60±0.11 a
处理 Treatment	幼虫总存活率 Total survival rate of larva/%		化蛹率 Pupation rate/%	羽化率 Eclosion rate/%	雄雌比 Male-female ratio	单雌产卵量 No. of eggs laid per female
对照 CK	80.00±1.92 a		100.00±0.00 a	91.66±0.20 a	0.61±0.02 a	707.33±26.78 a
0.5% DNJ	72.22±1.11 b		92.31±1.60 b	96.66±1.68 a	0.45±0.05 b	555.08±50.28 b

表中数据为平均数±标准误。同列不同小写字母表示经 Student's *t* 检验法检验差异显著($P<0.05$)。Data are mean±SE. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference by Student's *t* test ($P<0.05$).

2.3 DNJ 对美国白蛾幼虫营养效应指标的影响

随着人工饲料中 DNJ 含量增加,美国白蛾 5 龄幼虫的相对取食量先迅速增加而后有所减少,但均

显著高于对照($P<0.05$),而食物转化率、食物利用率和相对生长率则均逐渐降低,且与对照差异越来越显著;随着人工饲料中 DNJ 含量增加,近似消化率

变化不明显(表2)。表明人工饲料中的DNJ导致美国白蛾的取食量增加,但其抑制了美国白蛾对营养物质的利用。

表2 取食含不同浓度DNJ的人工饲料48 h后美国白蛾5龄幼虫的营养效应指标
Table 2 Nutritional efficiency parameters of the 5th instar larvae of *Hyphantria cunea* fed on the artificial diets containing different concentrations of DNJ for 48 h

DNJ浓度 DNJ concentration/%	相对取食量 Relative consumption rate/(g·g ⁻¹ ·d ⁻¹)	近似消化率 Approximate digestibility/%	食物转化率 Conversion efficiency of digested food/%	食物利用率 Conversion efficiency of ingested food/%	相对生长率 Relative growth rate/(g·g ⁻¹ ·d ⁻¹)
对照CK	1.99±0.19 c	0.89±0.01 b	0.12±0.01 a	0.11±0.05 a	0.26±0.03 a
0.125	3.72±0.22 ab	0.88±0.01 b	0.08±0.01 a	0.07±0.01 ab	0.24±0.03 a
0.250	3.96±0.20 a	0.91±0.01 a	0.06±0.08 b	0.06±0.01 ab	0.22±0.03 a
0.500	3.86±0.34 a	0.89±0.01 b	0.05±0.02 b	0.04±0.02 ab	0.16±0.04 ab
1.000	3.49±0.30 ab	0.90±0.02 b	0.04±0.01 b	0.04±0.01 b	0.13±0.01 bc
2.000	2.97±0.27 b	0.95±0.01 a	0.04±0.02 b	0.04±0.02 b	0.10±0.04 c

表中数据为平均数±标准误。同列不同小写字母表示经Tukey法检验差异显著($P<0.05$)。Data in the table are mean±SE. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference by Tukey's test ($P<0.05$).

2.4 DNJ对美国白蛾幼虫解毒酶活性的影响

不同浓度DNJ对美国白蛾5龄幼虫中肠中5种解毒酶活性均有不同程度的影响(图2),其中DNJ对CYP450、GST和ABC转运蛋白3种解毒酶的活性均有不同程度的诱导作用,但随着DNJ浓度变化诱导模式有所不同,DNJ对UGT和CarE活性有抑制作用。0.125% DNJ显著抑制CYP450活性($P<$

0.05),0.5%~2.0% DNJ能诱导CYP450活性,其中只有1.0% DNJ诱导的CYP450活性较对照显著升高($P<0.05$,图2-A)。较低浓度的DNJ(0.125%~0.5%)能显著诱导GST活性($P<0.05$),但较高浓度的DNJ(1.0%~2.0%)抑制GST活性,但均与对照差异不显著(图2-B)。

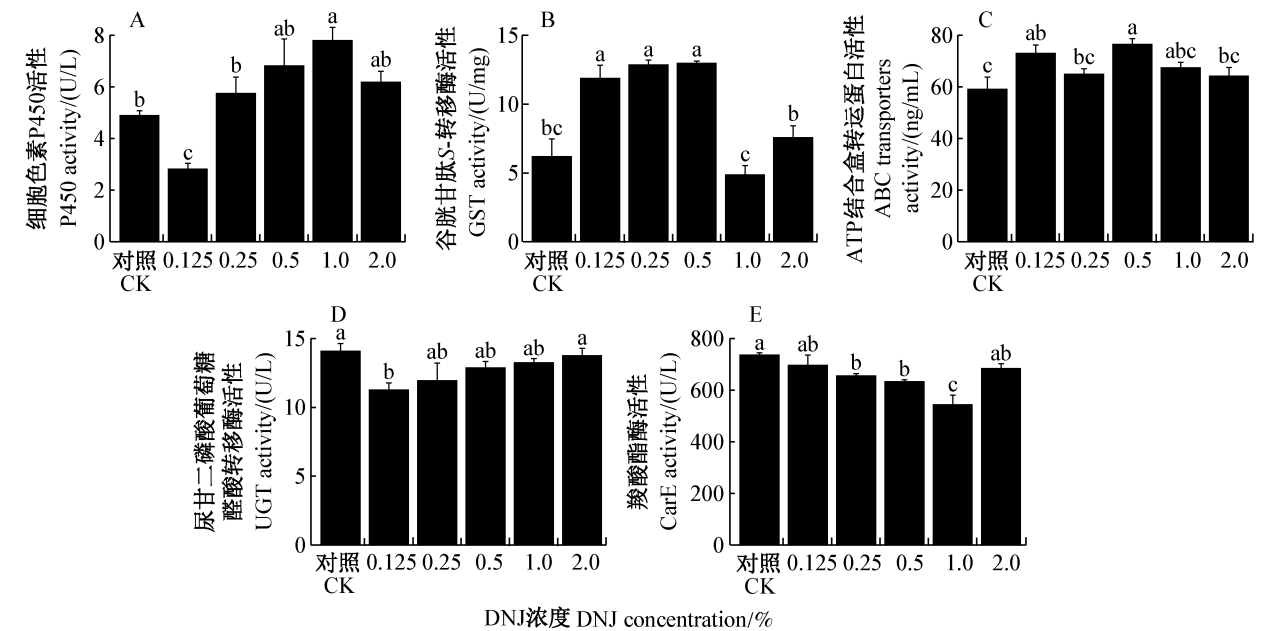


图2 取食含不同浓度DNJ的人工饲料36 h后美国白蛾5龄幼虫中肠内5种解毒酶的活性
Fig. 2 Activities of five detoxification enzymes in the midgut of the 5th instar larvae of *Hyphantria cunea* fed on the artificial diets containing different concentrations of DNJ for 36 h

图中数据为平均数±标准误。不同小写字母表示经Tukey法检验差异显著($P<0.05$)。Data in the figure are mean±SE. Different lowercase letters indicate significant difference by Tukey's test ($P<0.05$).

不同浓度DNJ均能诱导ABC转运蛋白活性,其中只有0.125% DNJ和0.5% DNJ诱导的ABC转运

蛋白活性显著高于对照($P<0.05$,图2-C)。0.125% DNJ对美国白蛾5龄幼虫中肠内UGT活性有显著抑制作用($P<0.05$),但随着DNJ浓度升高(0.25%~2.0% DNJ)抑制作用越来越弱,且与对照差异不显著(图2-D)。当DNJ浓度为0.125%和2.0%时,美国白蛾5龄幼虫中肠内CarE活性与对照差异不显著,当DNJ浓度为0.25%~1.0%时,美国白蛾5龄幼虫中肠内CarE活性显著低于对照($P<0.05$),且随着DNJ浓度升高抑制作用越来越强,在浓度1.0%时抑制作用最强(图2-E)。

3 讨论

美国白蛾幼虫取食含DNJ的人工饲料4 d后出现死亡,且随着浓度升高和处理时间延长幼虫死亡率逐渐增加,说明DNJ在试验浓度范围内对美国白蛾5龄幼虫无急性毒杀作用,但具有累积毒害作用,导致美国白蛾死亡。Yan et al.(2018)用DNJ处理蓖麻蚕3 d后,其幼虫开始死亡,浓度2.0%DNJ处理5 d后其幼虫死亡率为77.8%,与本研究结果类似。本研究结果显示取食含0.5% DNJ的人工饲料后,美国白蛾幼虫总生长发育历期延长20.75%,单雌产卵量显著下降,表明DNJ显著影响美国白蛾的生长发育;取食含0.5% DNJ的人工饲料后,美国白蛾6龄幼虫的发育历期与对照相同,但7龄幼虫的发育历期较对照缩短,这可能与美国白蛾倾向以蛹度过不良环境有关;潘忠玉等(2020)发现绿原酸也能缩短美国白蛾6~7龄老熟幼虫的发育历期。本研究结果还显示浓度低于0.5%的DNJ处理后美国白蛾幼虫存活率、化蛹率、雄雌比均显著低于对照,表明较低浓度DNJ对美国白蛾生长发育和繁殖均有一定抑制作用,张秀丽等(2014)研究也表明DNJ对甜菜夜蛾生长发育有显著的抑制作用。

DNJ能抑制 α -糖苷酶活性从而阻止多糖分解为单糖,延缓糖类吸收,进而影响昆虫的生长发育(Konno et al., 2006; Hirayama et al., 2007)。本研究结果显示DNJ处理后美国白蛾幼虫的相对取食量显著升高,但食物转化率、食物利用率和相对生长率却降低,表明美国白蛾幼虫提高取食量可能是对食物利用效率降低的一种补偿。本研究结果还显示低浓度(0.125%~0.250%)DNJ对美国白蛾幼虫的相对生长率无显著影响,但当DNJ浓度超过0.5%时美国白蛾幼虫的相对生长率却显著低于对照,表明美国白蛾对低于0.5%浓度的DNJ有良好的适应性,当DNJ浓度高于0.5%时会显著抑制美国白蛾的生长。

虽然桑树是植物中DNJ含量最高的植物,但桑叶DNJ含量仍低于0.5%(叶晶晶等, 2009; 李名洁等, 2020; 蔡翔等, 2021),因此美国白蛾能通过自身的调节来适应桑叶中DNJ含量。

植物通过产生多种多样的次生代谢物质抵御植食性昆虫的取食,同时植食性昆虫启动以解毒酶系为主的解毒系统以减轻或避免植物次生代谢物质的毒害(陈澄宇等, 2015)。本研究结果显示0.125%~2.000% DNJ对美国白蛾5龄幼虫CYP450、GST和ABC转运蛋白活性均有不同程度的诱导作用。取食含没食子酸和绿原酸的人工饲料后,美国白蛾幼虫体内这3种解毒蛋白活性也有不同程度升高(潘忠玉等, 2020; 武磊等, 2020),表明这3种解毒蛋白在美国白蛾解毒代谢中起主要作用。用1.0%~1.5%水杨苷饲喂美国白蛾5龄幼虫后,其体内GST活性被显著抑制,但CarE活性显著升高(刘晓霞, 2020),与本研究结果略有差异。0.5%或1.0%槲皮素能显著诱导家蚕体内P450和GST活性,而较高浓度槲皮素(3.0%)并没有显著诱导P450活性,对GST活性的诱导也低于1%槲皮素,但3%槲皮素诱导的CarE活性却高于1%槲皮素诱导的活性(Zhang et al., 2012)。由此可见,昆虫解毒酶系响应植物次生代谢物质的诱导是一个复杂的过程,不同的解毒酶响应特定有毒次生代谢物质的诱导并参与解毒代谢,从而对各种寄主植物的化学防御作用产生适应(朱香镇等, 2018)。

本研究结果发现一定浓度的DNJ会对美国白蛾生长发育和繁殖产生不良影响,同时美国白蛾也可以通过改变食物利用策略及调节自身解毒酶活性来增强对DNJ的解毒能力,从而对寄主植物中一定含量的DNJ适应。下一步将鉴定响应DNJ诱导的关键解毒酶基因及调控元件,阐明美国白蛾对DNJ适应的分子机制,从而揭示美国白蛾对含DNJ的寄主植物的选择和适应机制。

参 考 文 献 (References)

- Cai X, Hu GP, Cao HM, Zhang GB, Liu ZX, Hu LC, Shi XP. 2021. Correlation of DNJ content and genetic diversity of SSR markers of 36 mulberry germplasm resources. *Acta Sericologica Sinica*, 47(3): 293–299 (in Chinese) [蔡翔, 胡桂萍, 曹红妹, 张国彪, 刘昭霞, 胡丽春, 石旭平. 2021. 36份桑树种质资源桑叶1-脱氧野尻霉素含量与SSR标记遗传多样性的相关性分析. *蚕业科学*, 47(3): 293–299]
- Cao LJ, Yang F, Tang SY, Chen M. 2014. Development of an artificial diet for three lepidopteran insects. *Chinese Journal of Applied*

- Entomology, 51(5): 1376–1386 (in Chinese) [曹利军, 杨帆, 唐思莹, 陈敏. 2014. 适合三种鳞翅目昆虫的一种人工饲料配方. 应用昆虫学报, 51(5): 1376–1386]
- Chen CY, Kang ZJ, Shi XY, Gao XW. 2015. Metabolic adaptation mechanisms of insects to plant secondary metabolites and their implications for insecticide resistance of insects. *Acta Entomologica Sinica*, 58(10): 1126–1139 (in Chinese) [陈澄宇, 康志娇, 史雪岩, 高希武. 2015. 昆虫对植物次生物质的代谢适应机制及其对昆虫抗药性的意义. 昆虫学报, 58(10): 1126–1139]
- Chen HX, Liu YQ, Pan G, Zhao M, Ouyang Z. 2016. Correlation between 1-deoxynojirimycin content and glucosidase activities in silkworm (*Bombyx mori* L.). *Food Science*, 37(15): 156–159 (in Chinese) [陈红霞, 刘月琴, 潘刚, 赵明, 欧阳臻. 2016. 家蚕 1-脱氧野尻霉素含量与体内糖苷酶活性的相关性. 食品科学, 37(15): 156–159]
- Edosa TT, Jo YH, Keshavarz M, Anh YS, Noh MY, Han YS. 2019. Current status of the management of fall webworm, *Hyphantria cunea*: towards the integrated pest management development. *Journal of Applied Entomology*, 143(1/2): 1–10
- Feng J, Yu XG, Jing YH. 2003. Investigation on the occurrence of *Hyphantria cunea* in Tianjin. *Plant Quarantine*, 17(3): 146–147 (in Chinese) [冯洁, 于兴国, 敬永红. 2003. 美国白蛾在天津市的发生调查. 植物检疫, 17(3): 146–147]
- Hirayama C, Konno K, Wasano N, Nakamura M. 2007. Differential effects of sugar-mimic alkaloids in mulberry latex on sugar metabolism and disaccharidases of Eri and domesticated silkworms: enzymatic adaptation of *Bombyx mori* to mulberry defense. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 37(12): 1348–1358
- Hu XQ, Jiang L, Zhang JG, Deng W, Wang HL, Wei ZJ. 2013. Quantitative determination of 1-deoxynojirimycin in mulberry leaves from 132 varieties. *Industrial Crops and Products*, 49: 782–784
- Ji R, Xie BY, Li XH, Gao ZX, Li DM. 2003. Research progress on the invasive species, *Hyphantria cunea*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 40(1): 13–18 (in Chinese) [季荣, 谢宝瑜, 李欣海, 高增祥, 李典漠. 2003. 外来入侵种: 美国白蛾的研究进展. 昆虫知识, 40(1): 13–18]
- Kimura T, Nakagawa K, Kubota H, Kojima Y, Goto Y, Yamagishi K, Oita S, Oikawa S, Miyazawa T. 2007. Food-grade mulberry powder enriched with 1-deoxynojirimycin suppresses the elevation of postprandial blood glucose in humans. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55(14): 5869–5874
- Konno K, Ono H, Nakamura M, Tateishi K, Hirayama C, Tamura Y, Hattori M, Koyama A, Kohno K. 2006. Mulberry latex rich in antidiabetic sugar-mimic alkaloids forces dieting on caterpillars. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(5): 1337–1341
- Li LS, Yuan YF, Wu L, Chen M. 2018. Effects of host plants on the feeding behavior and detoxification enzyme activities in *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) larvae. *Acta Entomologica Sinica*, 61(2): 232–239 (in Chinese) [李路莎, 袁郁斐, 武磊, 陈敏. 2018. 不同寄主植物对美国白蛾幼虫取食行为及解毒酶活性的影响. 昆虫学报, 61(2): 232–239]
- Li MJ, Wang Y, Chen B, Sun DH, Wang ZX, Chen ZY. 2020. Content of 1-deoxynojirimycin in mulberry leaf from different regions and different harvest time. *Food and Fermentation Sciences & Technology*, 56(5): 123–127 (in Chinese) [李明洁, 王玉, 陈搏, 孙代华, 王泽霞, 陈志元. 2020. 不同产地及季节桑叶中DNJ的含量测定. 食品与发酵科技, 56(5): 123–127]
- Liu CL, Lu LX, Xu YL, Yang PC, Cui F. 2013. Transcriptomic analysis of three detoxification enzyme families in the salivary glands of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae). *Acta Entomologica Sinica*, 56(12): 1509–1515 (in Chinese) [刘长莉, 卢利霞, 许艳丽, 杨鹏程, 崔峰. 2013. 灰飞虱唾液腺三大解毒酶家族的转录组分析. 昆虫学报, 56(12): 1509–1515]
- Liu XX. 2020. Effects of three plant secondary substances on the growth and detoxification ability of *Hyphantria cunea*. Master thesis. Harbin: Northeast Forestry University (in Chinese) [刘晓霞. 2020. 三种植物次生物质对美国白蛾生长发育和解毒能力的影响. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北林业大学]
- Pan ZY, Mo XN, Meng X, Chen M. 2020. Effects of chlorogenic acid on the growth and development and detoxification-related protein activities in *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) larvae. *Acta Entomologica Sinica*, 63(9): 1081–1090 (in Chinese) [潘忠玉, 莫夏娜, 孟香, 陈敏. 2020. 绿原酸对美国白蛾幼虫生长发育和解毒相关蛋白活性的影响. 昆虫学报, 63(9): 1081–1090]
- Scriber JM, Slansky F Jr. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology*, 26: 183–211
- Sun SH, Zheng Y, Xu XR, Lü HY, Xin B, Zhou X. 2015. Feeding preference and cold-hardiness of *Hyphantria cunea* Drury in Shenyang area. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 46(2): 225–229 (in Chinese) [孙守慧, 郑晔, 徐晓蕊, 吕海燕, 辛蓓, 周昕. 2015. 沈阳地区美国白蛾的食性偏好及其耐寒性研究. 沈阳农业大学学报, 46(2): 225–229]
- Tong TT, Zhao EH, Gao HL, Xu YH, Zhao YJ, Fu G, Cui HJ. 2018. Recent research advances of 1-deoxynojirimycin and its derivatives. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 43(10): 1990–1997 (in Chinese) [童廷婷, 赵二虎, 邵海龙, 徐永辉, 赵永聚, 付钢, 崔红娟. 2018. 蚕桑产物野尻霉素及其衍生物的研究进展. 中国中药杂志, 43(10): 1990–1997]
- Vadassery J, Reichelt M, Hause B, Gershenzon J, Boland W, Mithöfer A. 2012. CML42-mediated calcium signaling coordinates responses to *Spodoptera* herbivory and abiotic stresses in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 159(3): 1159–1175
- Waldbauer GP. 1968. The consumption and utilization of food by insects. *Advances in Insect Physiology*, 5: 229–288
- Wang Y. 2012. Active substances of mulberry to larvae of *Plutella xylostella* and *Spodoptera exigua* growth inhibition. Master thesis. Harbin: Northeast Forestry University (in Chinese) [王炎. 2012. 桑树活性物质对小菜蛾与甜菜夜蛾幼虫生长的抑制作用. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北林业大学]
- Wang YJ, Zou CS, Yang J, Zeng JY, Zhang GC. 2018. Effects of three

- plant secondary metabolites on growth and development of *Lymantria dispar*. Journal of Jilin Agricultural University, 40(2): 145–151 (in Chinese) [王亚军, 邹传山, 杨璟, 曾健勇, 张国财. 2018. 3种植物次生代谢物质对舞毒蛾生长发育的影响. 吉林农业大学学报, 40(2): 145–151]
- Wang ZY. 2020. Effects of poplar secondary metabolites on performance and key detoxifying enzymatic activity of *Lymantria dispar*. Master thesis. Harbin: Northeast Forestry University (in Chinese) [王振越. 2020. 杨树主要次生物质对舞毒蛾生长发育及主要解毒酶影响. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北林业大学]
- Wu L, Li LS, Wang LY, Yuan YF, Chen M. 2020. Effects of gallic acid on the nutritional efficiency and detoxification enzymes in *Hyphantria cunea* larvae. Journal of Environmental Entomology, 42(2): 471–479 (in Chinese) [武磊, 李路莎, 王立颖, 袁郁斐, 陈敏. 2020. 没食子酸对美国白蛾幼虫营养效应及解毒酶活性的影响. 环境昆虫学报, 42(2): 471–479]
- Yan PC, Wen CW, Zhang SZ, Zhang ZD, Xu JP, Deng MJ. 2018. A toxicological, metabonomic and transcriptional analysis to investigate the property of mulberry 1-deoxynojirimycin against the growth of *Samia cynthia ricini*. Pesticide Biochemistry and Physiology, 152: 45–54
- Yang ZQ, Zhang YA. 2007. Researches on techniques for biocontrol of the fall webworm, *Hyphantria cunea*, a severe invasive insect pest to China. Chinese Bulletin of Entomology, 44(4): 465–471, 622 (in Chinese) [杨忠岐, 张永安. 2007. 重大外来入侵害虫: 美国白蛾生物防治技术研究. 昆虫知识, 44(4): 465–471, 622]
- Ye JJ, Yin H, Sun B, Shi XQ, Duan ZA, Cui WZ. 2009. An investigation to the contents of 1-deoxynojimycin in mulberry tree. Science of Sericulture, 35(4): 722–727 (in Chinese) [叶晶晶, 殷浩, 孙波, 施新琴, 段祖安, 崔为正. 2009. 桑树中的1-脱氧野尻霉素含量变化规律研究. 蚕业科学, 35(4): 722–727]
- Yuan YF, Li LS, Zhao JF, Chen M. 2020. Effect of tannic acid on nutrition and activities of detoxification enzymes and acetylcholinesterase of the fall webworm (Lepidoptera: Arctiidae). Journal of Insect Science, 20(1): 8
- Zhang XL, Wang Y, Xu D, Liu B, Zhang HH, Ao H, Sun GY. 2014. Effect of 1-DNJ from mulberry leaves on the growth and protective enzymes of *Spodoptera exigua*. Chinese Agricultural Science Bulletin, 30(22): 316–320 (in Chinese) [张秀丽, 王炎, 徐东, 刘斌, 张会慧, 敖红, 孙广玉. 2014. 桑叶提取物1-DNJ对甜菜夜蛾幼虫生长和保护酶活性的影响. 中国农学通报, 30(22): 316–320]
- Zhang XY, Luo YQ, Ye JR, Sun JH, Liang J. 2004. Forest biological disasters in China in the new forestry times. Forest Pest and Disease, 23(6): 8–12 (in Chinese) [张星耀, 骆有庆, 叶建仁, 孙江华, 梁军. 2004. 国家林业新时期的森林生物灾害研究. 中国森林病虫, 23(6): 8–12]
- Zhang YE, Ma HJ, Feng DD, Lai XF, Chen ZM, Xu MY, Yu QY, Zhang Z. 2012. Induction of detoxification enzymes by quercetin in the silkworm. Journal of Economic Entomology, 105(3): 1034–1042
- Zhu XZ, Luo JY, Zhang S, Lü LM, Wang CY, Cui JJ. 2018. Effects of plant secondary metabolites gossypol and rutin on the activities of protective enzymes and detoxification enzymes in green mirid bug *Apolygus lucorum*. Journal of Plant Protection, 45(5): 1044–1053 (in Chinese) [朱香镇, 雒珺瑜, 张帅, 吕丽敏, 王春义, 崔金杰. 2018. 植物源次生物质棉酚和芸香苷对绿盲蝽保护酶与解毒酶活性的影响. 植物保护学报, 45(5): 1044–1053]

(责任编辑:张俊芳)